

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA STRUCTURE
DU GANGLION NERVEUX VENTRAL
DES SAGITTA (*CHAETOGNATHES*) ***

Par D. HUGUET

I. Introduction.

Dès 1827, QUOY et GAIMARD, après avoir décrit un animal que l'on peut rapporter au genre *Sagitta*, affirment qu'il ne possède « aucune trace de système nerveux ». D'ORBIGNY, dans « Voyages dans l'Amérique méridionale » (1835-1843), décrit, au chapitre des Mollusques, le genre *Sagitta* et il ajoute que chez ces animaux mous et translucides, on n'observe pas de système nerveux. Il faut attendre les travaux de KROHN en 1844 et ceux de BUSCH en 1851 pour que soit révélé la présence chez les *Sagitta* d'un système nerveux important et particulier, pourvu de ganglions céphaliques et de fibres nerveuses. Ces auteurs mettent en évidence la présence dans ce système nerveux d'un ganglion ventral de grande dimension.

HERTWIG (1880) observe cet organe, ainsi que le réseau nerveux superficiel qui en dépend et les récepteurs sensoriels des *Sagitta*.

L'épiderme et les éléments nerveux qu'il renferme font l'objet d'un certain nombre d'observations (GRASSI, 1883, RITTER-ZAHONY, 1909, KRUMBACH, 1903, BURFIELD, 1927). Enfin, dans les dernières années, les travaux de M.-L. FURNESTIN portant sur *Sagitta friderici* (1957) et tout récemment l'étude en microscopie électronique faite par le même auteur sur *S. elegans* (1967), apportent des précisions fort intéressantes sur la structure de l'épiderme et des éléments nerveux. Des mises au point nous ont été également utiles : notamment celle de KÜHL (1938), groupant les données histologiques sur les Chaetognathes et portant spécialement sur *S. elegans*, *S. hexaptera* et *S. setosa*, le traité de BULLOCK et HORRIDGE (1965) sur l'anatomie nerveuse des Invertébrés, le chapitre de DE BEAUCHAMP (in GRASSE, 1959) consacré aux Chaetognathes, ainsi que l'ouvrage de HYMAN (1959). Citons encore les travaux de GHIRARDELLI (1958) sur la couronne sensorielle et son origine. La plupart des travaux ont été réalisés sur du matériel fixé. Jusqu'à maintenant, seul le genre *Spadella* a été étudié au cours de son développement larvaire par JOHN (1933). Récemment, DALLOT (1967) a apporté des faits nouveaux sur les conditions d'élevage de *Sagitta setosa*.

* Cette publication est une partie d'une Thèse de 3^{ème} cycle d'Histologie soutenue le 18 mars 1965.

II. Matériel et techniques d'études.

Les animaux ont été récoltés dans le plancton côtier à partir des laboratoires de Banyuls-sur-Mer et Villefranche-sur-Mer. Les espèces suivantes ont été étudiées : *S. inflata* (Grassi), *S. setosa* (Muller), *S. minima* (Grassi), *S. bipunctata* (Quoy et Gaimard), *S. lyra* (Krohn). Le matériel ramené au laboratoire est divisé en deux parties : l'une est fixée au liquide de Bouin, de Halmi et au formol-eau de mer ; l'autre est colorée *in vivo* ou permet des coupes à congélation.

Des colorations vitales au bleu de méthylène sont pratiquées, complétées par de nombreuses observations au microscope à contraste de phase. Des imprégnations argentiques mettent particulièrement en évidence des cellules nerveuses. Enfin, les colorations histologiques classiques permettent de rappeler l'anatomie microscopique. Quelques colorations spécifiques (Feulgen Rosenbeek, laque de Galloeyanine, vert de Méthyle-pyronine) montrent les acides nucléiques. Le chondriome est mis en évidence par la fuchsine d'Altmann.

Pour mener une étude sur le développement du ganglion, l'élevage de *S. inflata* a été réalisé au laboratoire de Villefranche-sur-Mer. Cette espèce est abondante en Méditerranée et se reproduit toute l'année. Les adultes mûrs sont mis séparément dans des boîtes de Pétri et maintenus à température comprise entre 15 à 18° C. La ponte a lieu dans un intervalle de quelques heures à 12 heures. Une centaine d'œufs sont placés par récipient. Les larves nouvellement écloses sont isolées et nourries tout d'abord avec des Algues vertes unicellulaires du genre *Platymonas*, puis avec de petits Copépodes.

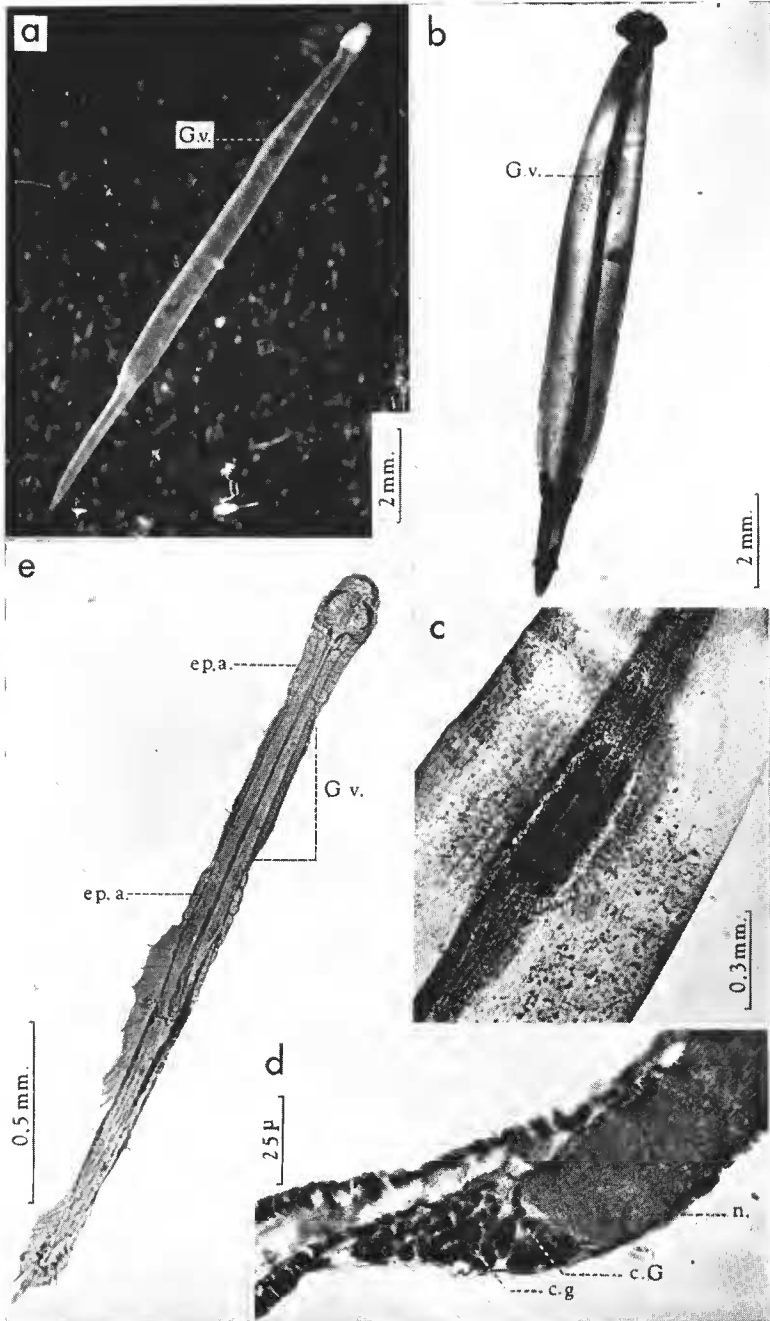
III. Résultats.

1) OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES.

Elles apportent des compléments aux données déjà existantes. Chez *S. inflata*, le ganglion nerveux ventral, qui fait une légère saillie en surface (Pl. 1, a), a un contour elliptique. Il est très superficiel, intraépidermique, à la limite du tiers antérieur de l'animal et représente en moyenne le vingtième de la longueur totale du corps. Chez un animal de 13,5 mm de long, le ganglion mesure 0,7 mm en longueur et 0,3 mm en largeur (Pl. 1, b).

LÉGENDE DE LA PLANCHE I

- a : *Sagitta bipunctata*. — Animal vivant vu de profil.
G.v. : ganglion ventral faisant une légère saillie à la surface du corps.
- b : *Sagitta inflata*. — Face ventrale. Les nageoires de l'animal sont invisibles sur ce cliché.
G.v. : Ganglion ventral.
(Coloration de DEL RIO HORTEGA).
- c : Cliché précédent agrandi : région du ganglion ventral.
- d : *Sagitta lyra*. — Coupe transversale du ganglion ventral, niveau médian, côté gauche.
(Pour les abréviations, voir fig. 2).
(Coloration trichromique de MASSON).
- e : *Sagitta inflata*. — Larve de 15 jours, observée en contraste de phase.
G.v. : Ganglion ventral. — t.p. : tissu d'aspect parenchymateux.





LÉGENDE DE LA PLANCHE II

(Euf à l'éclosion : embryon incurvé à l'intérieur. Gr. \times 315 (Photo C. CARRÉ).

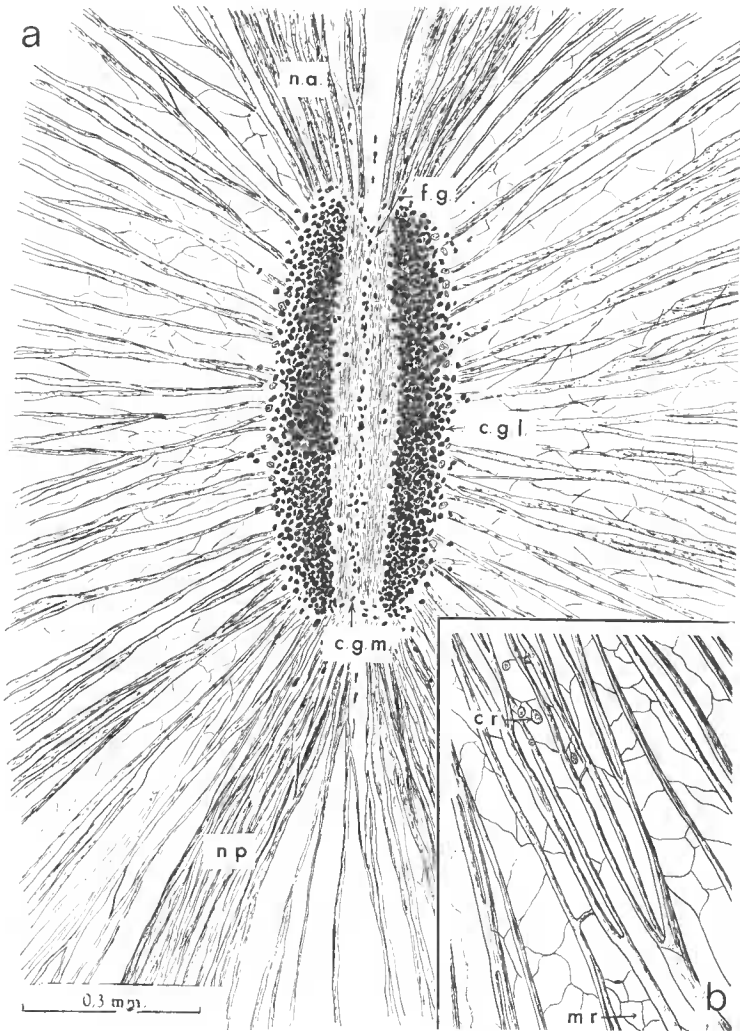


FIG. 1. — *Sagita inflata* : face ventrale.

a : Topographie du ganglion ventral et des nerfs périphériques.

b : Détail du réseau nerveux épidermique.

c.g.l. : cellules ganglionnaires latérales. — *c.g.m.* : cellules ganglionnaires médianes. — *f.g.* : fibres ganglionnaires du neuropile. — *n.a.* : nerf antérieur. — *n.p.* : nerf postérieur. — *c.r.* : cellules du réseau épidermiques. — *m.r.* : mailles du réseau.

(Coloration vitale au Bleu de méthylène, et coloration de DEL RIO HORTEGA).

Il se compose de deux parties : (KOWALESKY, 1871 ; HERTWIG, 1880 ; GRASSI, 1883) :

— une partie fibreuse, au centre, et une autre composée d'un grand nombre de cellules groupées de chaque côté de la zone fibreuse. La partie centrale ou *neuropile* se présente comme un enchevêtrement de fibres très fines se croisant à angle droit. De l'extrémité antérieure du ganglion, émergent deux troncs nerveux pairs et symétriques par rapport au plan sagittal de l'animal : ils constituent les connectifs reliant le ganglion ventral au ganglion céphalique. Du bord postérieur sortent également deux troncs nerveux à disposition analogue. Des faces latérales partent une douzaine de nerfs très fins qui semblent provenir de la masse centrale du neuropile ; ils se ramifient dès leur sortie du ganglion et prennent une disposition rayonnante. Ces nerfs, eux-mêmes intraépidermiques, sont en liaison avec le réseau nerveux épidermique de l'animal. Ce réseau forme un plexus qui a donc pour origine les branches des nerfs latéraux et postérieurs (fig. 1, 2 et 3).

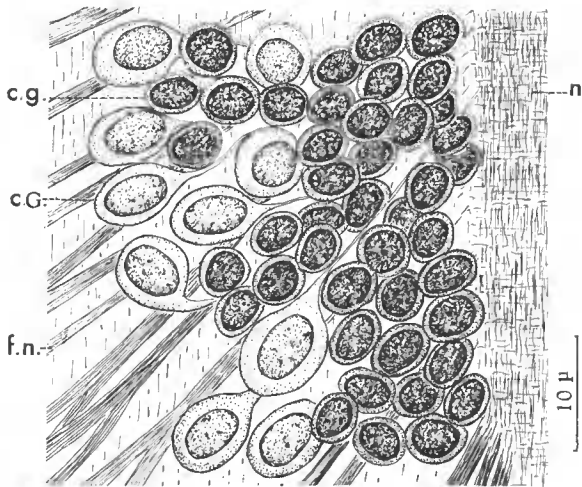


FIG. 2. — *Sagitta inflata* : Ganglion ventral, région postérieure gauche.
c.G. & c.g. : cellules ganglionnaires. — f.n. : fibre nerveuse. — n. : neuropile.

Les cellules ganglionnaires sont disposées sous une couche de cellules épidermiques. Elles sont moins nombreuses et disposées sous une plus faible épaisseur vers les extrémités antérieure et postérieure du ganglion. Quelques cellules isolées se trouvent également sur la ligne médiane suivant l'axe de symétrie et parfois le long de quelques nerfs à leur origine. (Pl. I, c ; fig. 1).

On distingue deux types cellulaires :

— Des cellules de petite taille (c.g.) (fig. 2), subsphériques de $4, 8 \mu$ à 5μ de grand axe, avec un noyau volumineux, dense, à forte affinité tinctoriale, mesurant 4μ de diamètre. La chromatine en grosses mottes est répartie au pourtour du noyau. Le cytoplasme cellulaire est peu abondant.

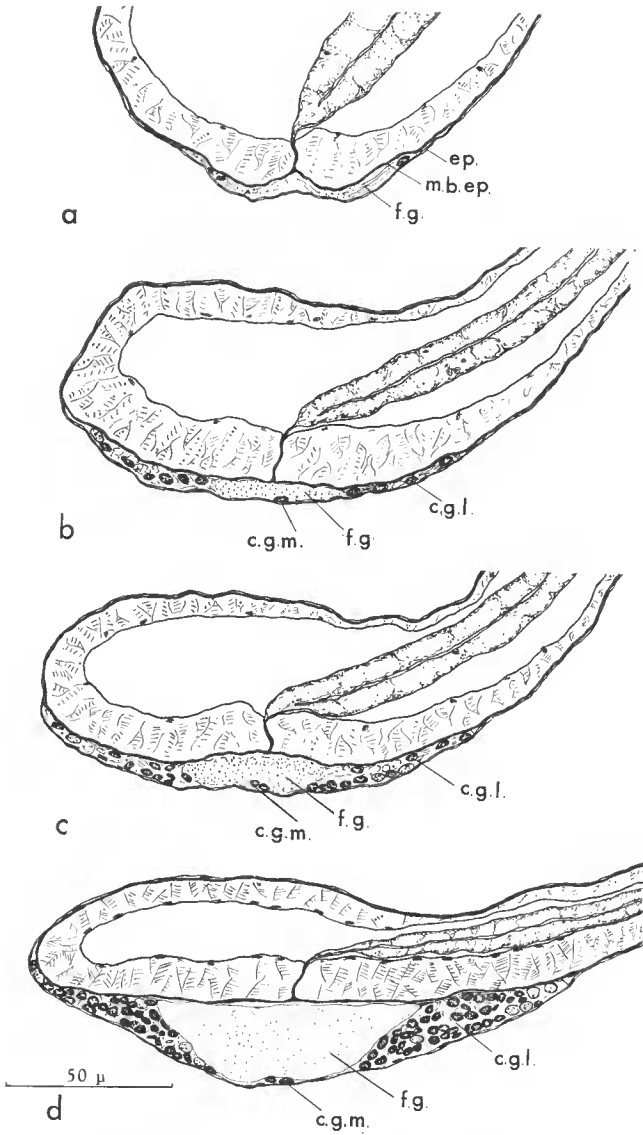


FIG. 3. — *Sagitta minima* Grassi : Coupe transversale du ganglion ventral.

1 — a, b, c : niveaux antérieurs.

2 — : niveau médian.

ep. : épiderme. — m.b.ep. : membrane basale épidermique.

(Pour les autres lettres, voir fig. 2).

(Coloration trichromique de Masson).

— D'autres cellules de plus grande taille (c.G.), un peu plus allongés mesurant $6\ \mu$ de petit axe et $8\ \mu$ de grand axe, à noyau central, arrondi, assez clair, finement granuleux, de 4 à $5\ \mu$ de diamètre. La chromatine se présente sous forme de fines granulations réparties dans tout le noyau ; celui-ci est pourvu d'un gros nucléole central. Le cytoplasme de ces cellules est plus abondant et basophile. Le chondriome y figure sous forme de chondriocontes en grains fins ou bâtonnets très courts dispersés dans le cytoplasme. Les péricaryons montrent un cône d'émergence bien net, ainsi qu'un prolongement très fin se rendant vers la zone neuropilaire ; il paraît s'y résoudre alors en une branche se dirigeant vers l'avant et une autre vers l'arrière. *S. minima* présente un ganglion de $30\ \mu$ d'épaisseur, longueur $300\ \mu$, largeur $250\ \mu$. Il est relativement de grande taille par rapport aux dimensions du corps de l'animal ($9\ \text{mm}$ de longueur).

Nous avons noté la disposition suivante des différentes parties anatomiques du ganglion : la masse ganglionnaire intraépidermique est placée entre la couche superficielle de l'épiderme formée d'une couche cellulaire très mince et la membrane basale de l'épiderme sans structure définie (fig. 3, a, b, c).

La zone fibreuse centrale apparaît très finement ponctuée, chaque point représentant la section transversale d'une fibre. Les cellules ganglionnaires sont groupées de chaque côté ; quelques cellules (c.g.) sont visibles au niveau de la ligne médiane entre l'épiderme et la masse du neuropile (fig. 3, d).

Chez *S. bipunctata* et *S. setosa*, le ganglion à $25\ \mu$ d'épaisseur par rapport au diamètre du corps : $250\ \mu$.

Le ganglion de *S. lyra* est également de grande taille : épaisseur $35\ \mu$, longueur $15\ \text{mm}$, largeur $250\ \mu$. L'animal entier mesure $25\ \text{mm}$ (Pl. I, d ; fig. 4).

Chez plusieurs espèces, notamment *S. inflata* et *S. bipunctata*, nous avons mis en évidence les acides nucléiques dans les cellules ganglionnaires et noté aussi dans les cellules c.G., une assez grande richesse en ARN. Des zones cytoplasmiques riches en granulations pyroninophiles y ont été également observées.

2) ÉTUDE DU GANGLION AU COURS DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *S. inflata*.

1. Larves à l'éclosion :

La ponte ayant eu lieu un 17 février, à 20 heures, nous avons observé l'éclosion des œufs sélectionnés le 19 février également le soir, à la même heure. L'œuf à l'éclosion mesure $0,3\ \text{mm}$ de diamètre, l'embryon est incurvé à l'intérieur (Pl. II). La larve est d'une extrême transparence. Observée au microscope à contraste de phase, elle présente une forme allongée à extrémité postérieure effilée, d'une longueur de $0,7\ \text{mm}$ et d'une largeur de $65\ \mu$. Elle a une tête globuleuse, un tronc flanqué d'une paire de nageoires latérales et d'une paire d'organes sensoriels, enfin, une partie caudale avec une nageoire impaire. Cette larve est animée de mouvements natatoires rapides et saccadés ; elle a tendance à venir se coller sur les parois de verre du récipient.

Notons l'importance et la place occupées par les cellules du ganglion, comparées à la taille de la larve. Ces cellules à forte affinité tinctoriale forment deux bourrelets saillants de chaque côté du tronc, sur une longueur allant de la base de la tête à l'extrémité du tube digestif, soit au milieu du corps environ (près de $300\ \mu$ pour la longueur totale de l'animal $0,7\ \text{mm}$).

Les cellules y sont contiguës et aucune fibre n'est visible à sa surface.

2. Larves de 1 jour :

Le lendemain, c'est-à-dire 12 heures environ après l'éclosion, la forme et la dimension des larves n'avaient guère changé (fig. 5, stade de 12 h.).

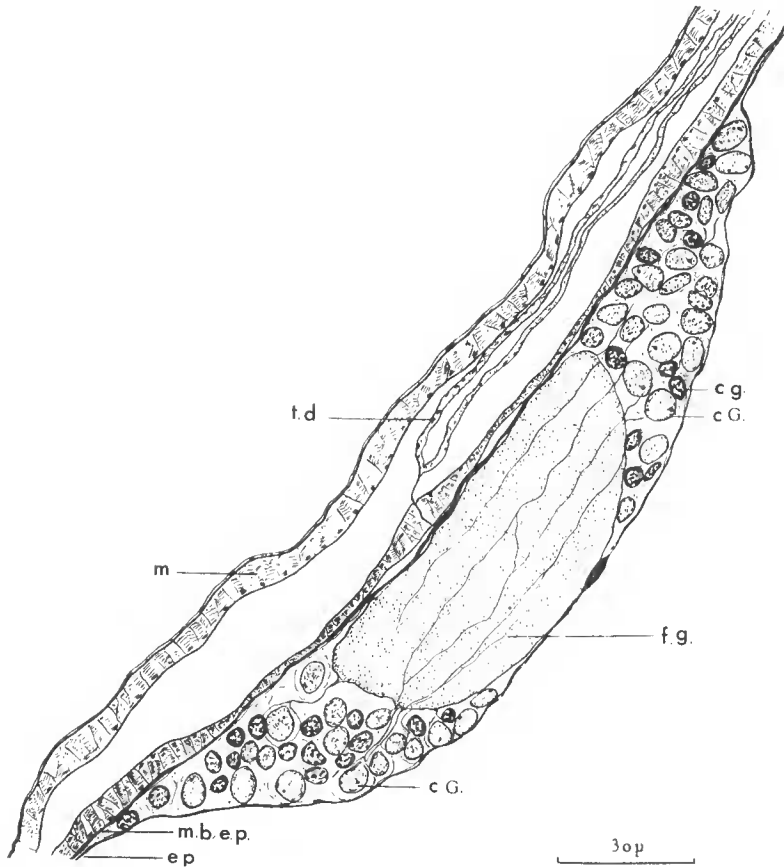


FIG. 4. — *Sagitta lyra* Krohn. : Coupe transversale du ganglion nerveux, ventral, niveau médian.
(Pour les abréviations, voir fig. 1, 2, 3).
(Coloration trichromique de Masson).

3. Larves de 60 heures :

Observées le 22 février à 11 heures, c'est-à-dire 2 jours et demi après l'éclosion, les larves accusent une légère augmentation de taille dans le sens de la longueur. $L = 0,9 \text{ mm}$; $l. = 80 \mu$. C'est dans la région post-céphalique que cet allongement est sensible. La tête apparaît alors plus nettement distincte et le territoire du ganglion apparaît déplacé vers l'arrière. Derrière la tête, apparaît à sa place un tissu épidermique lâche, formé d'un réseau de cellules à très larges vacuoles, ce qui lui donne un aspect alvéolaire ou « parenchymateux » (fig. 5, stade 60 heures). La longueur du territoire ganglionnaire est de 300μ . Nous avons observé à nouveau cette larve au bout de 4 jours, c'est-à-dire le 23 février au soir.

4. *Larves de 4 jours :*

La tête est nettement distincte du reste du corps et la région post-céphalique est entourée par l'épiderme alvéolaire, celui-ci étant apparu également dans la région médiane, immédiatement après les cellules nerveuses entre celles-ci et les nageoires paires (fig. 5, stade de 4 jours).

La taille de la larve a augmenté et atteint 1 mm, celle du ganglion n'a guère varié. Les cellules ganglionnaires se séparent de la couche ectodermique et s'assemblent en une masse de cellules très colorables de chaque côté des cellules mésodermiques ventrales. Elles forment deux bandes longitudinales dont les bords sont placés verticalement et dont la section est semi-lunaire (fig. 5, coupes transv. au niveau du G.n.).

5. *Larves de 10 jours :*

Observé le 29 février, l'animal a considérablement augmenté de taille : L. = 2 mm ; l. = 150 μ .

Le territoire du ganglion occupe maintenant une place dans le tiers antérieur de l'animal. Une zone de croissance s'est nettement précisée comme étant post-céphalique d'une part, et immédiatement avant les nageoires paires, d'autre part.

Sous l'ectoderme ventral, les cellules et les fibres du neuropile commencent à se différencier. Ceci donne au ganglion la forme d'un U en coupe transversale, et lui confère la structure qu'il aura chez l'adulte. Chez ce dernier toutefois, le ganglion ne s'étend pas latéralement au-delà de la face ventrale. Chez la larve, les branches de l'U entourent les côtés des bandes musculaires mésodermiques et s'étend de la base ventrale du corps au bord dorso-latéral de celui-ci.

6. *Larves de 15 jours*

Observée le 5 mars, la larve a maintenant une longueur de 2,3 mm, le ganglion occupe la place qu'il aura chez l'adulte : à la limite du tiers antérieur de l'animal. Les zones de croissance pré et post-ganglionnaires se sont allongées (Pl. I, e), (fig. 5, stade de 15 jours). Toutefois, la longueur du ganglion est toujours importante, sa largeur aussi. Il est encore très large par rapport à la surface du corps de l'animal et occupe toute la largeur de la moitié ventrale du tronc. Au bout de 15 jours, l'aspect de la larve est identique et la position médio-ventrale du ganglion est réalisée. Plus tard, il atteindra sa taille définitive par rapport à l'individu adulte.

IV. Discussion.

La description anatomique et histologique du ganglion dans son ensemble avait déjà été donnée par de nombreux auteurs. A cause de la situation intraépidermique de ce ganglion à l'extérieur des couches musculaires, certains auteurs du siècle dernier avaient pu douter de sa nature nerveuse. Ils n'y voyaient aucune connection avec le ganglion cérébral. KOWALESKY (1871) décrit pour la première fois l'anatomie histologique du ganglion, mais il commet une erreur : il voit sur coupe transversale une cavité dans le ganglion qui se révéla par la suite être un artefact. Il faut attendre HERTWIG (1880), suivi de GRASSI (1883),

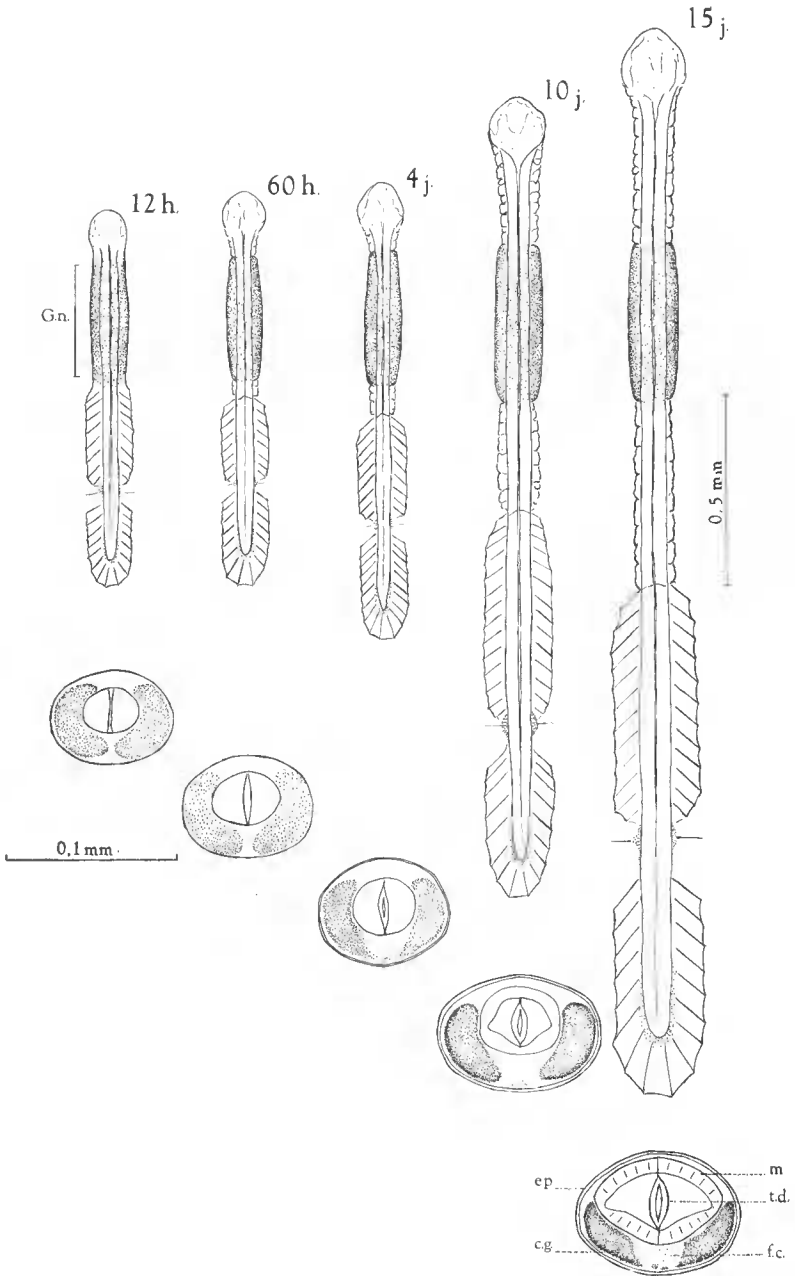


FIG. 5. — *Sagitta inflata* : Larves à différents stades de croissance.

En coupes transversales, le ganglion nerveux des larves aux différents stades. (Dessins demi-schématiques).

ep. : épiderme. — *m.* : muscles. — *t.d.* : tube digestif. — *c.g.* : cellules ganglionnaires. — *f.c.* : fibres centrales.

KRUMBACH (1903), BURFIELD (1927), KULL (1938), pour avoir une description correcte du ganglion ventrale. Celui-ci est constitué, d'une part d'un neuropile, et d'autre part de deux massifs cellulaires latéraux allongés dans le sens antéropostérieur. L'ensemble forme une masse nerveuse volumineuse. On doit attirer l'attention sur le nombre et l'importance des nerfs qui en sont issus et de leurs ramifications et anastomoses constituant des plexus épidermiques. On peut en déduire que son rôle est de grande importance pour l'animal car tout le système nerveux périphérique est en liaison avec lui.

Après ces données générales, nous avons nous-mêmes apporté quelques précisions sur les catégories cellulaires que l'on peut y distinguer, ainsi que leur répartition ; quelques colorations spécifiques des éléments nerveux ont permis de les révéler, les cellules c.G. correspondant aux neurocytes, c.g. représentant des cellules gliales. D'autre part, à quelques détails près, le ganglion présente une constitution remarquablement constante chez toutes les espèces étudiées. On notera que ces dimensions relatives par rapport à la taille de l'animal, peuvent varier de même en ce qui concerne le nombre de ses cellules. Il occupe toujours sensiblement la même place. L'étude du ganglion présente un intérêt certain au point de vue anatomie comparée du système nerveux chez les Invertébrés, aspect qu'on ne peut envisager en détail dans le cadre de cette note.

Les Chaetognathes sont des épithélioneuriens par une partie de leur système nerveux, c'est-à-dire que celui-ci reste inclus dans l'épiderme qui l'a engendré — entre la membrane basale et la couche superficielle épidermique — et y constitue des plexus. Le ganglion ventral est relié au ganglion cérébral dorsal, lui-même superficiel par deux connectifs intraépidermiques. Seuls les deux ganglions vestibulaires latéraux ainsi que les ganglions œsophagiens sont situés dans un plan plus profond, c'est-à-dire nettement sous l'épiderme. Par une partie de leur système nerveux, les Chaetognathes peuvent être comparés à quelques embranchements d'Invertébrés marins, tels que les Pogonophores, où l'épiderme montre une couche plus ou moins épaisse de neurofibrilles et de cellules ganglionnaires adjacentes à la basale, ainsi que des épaississements localisés, riche en cellules nerveuses (IVANOV, 1958). Toutefois, dans son ensemble, le système nerveux des Pogonophores est loin d'atteindre la complexité qu'il offre chez les Chaetognathes. On sait que le reticulum nerveux intraépidermique apparaît dans le règne animal avec les embranchements des Cnidaires et des Cténaïres. Parmi les Stomochordés, les Enteropneustes montrent également un système nerveux comprenant des épaississements riches en couches fibrillaires et toujours en contact intime avec l'épiderme.

Enfin, les différentes classes d'Echinodermes présentent à des degrés plus ou moins importants des éléments nerveux situés dans l'épiderme.

L'importance du ganglion ventral se révèle particulièrement chez les formes larvaires. Dans les stades les plus jeunes, il occupe près de la moitié de la longueur totale du corps et affecte autour du tronc une disposition presque circulaire. L'organogénèse montre que la situation du ganglion et des fibres qui en dépendent est ectodermique à l'origine et que cet état est maintenu chez l'adulte. Il est remarquable de constater que le territoire du ganglion conserve toujours à peu près la même longueur, 300 à 350 μ .

Les coupes transversales des larves au niveau du ganglion montrent deux aspects importants concernant l'évolution de ce territoire :

— Celui-ci va prendre progressivement la position médio-ventrale qu'il occupera définitivement chez l'adulte.